ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 50, 3, 2016

УДК 639.371.1.09

ПАРАЗИТОФАУНА КОКАНИ *ONCORHYNCHUS NERKA* ОЗЕРА КРОНОЦКОЕ (КАМЧАТКА)

© О. Ю. Бусарова,[1]* Т. Е. Буторина,[1] Г. Н. Маркевич,[2]
Л. А. Анисимова[3]

[1] Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный
университет, кафедра экологии и природопользования,
ул. Луговая, 52б, Владивосток, 690087
* E-mail: olesyabusarova@mail.ru
[2] Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник,
ул. Рябикова, 48, Елизово, 684000
[3] Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии,
ул. Верхняя Красносельская, 17, Москва, 107140

Поступила 20.11.2015

Впервые приводятся данные о зараженности нерки-кокани *Oncorhynchus nerka* Walbaum, 1792 оз. Кроноцкое паразитами. Всего обнаружено 20 видов паразитов, относящихся к 7 классам: Myxosporea, Monogenea, Trematoda, Cestoda, Nematoda, Acantocephala и Crustacea. Показаны различия в составе паразитофауны 2 форм нерки. Планктоноядная кокани наиболее сильно заражена скребнем *Neoechinorhynchus salmonis* Ching, 1984 (ПО = 306.0) и цестодой *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (ИО = 60.5), бентосоядная кокани — трематодами *Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900) (ИО = 146.5) и *Crepidostomum farionis* (Muller, 1874) (ПО = = 23.9). Планктофаги питаются преимущественно остракодами и копеподами, бентофаги потребляют амфибиотических насекомых, включая их личинок и куколок. В преднерестовый период рыбы эпизодически потребляют гаммарид и моллюсков.

Ключевые слова: нерка, кокани, *Oncorhynchus nerka*, паразитофауна, трофические группы рыб, экология рыб, питание рыб, оз. Кроноцкое, Камчатка.

В оз. Кроноцкое обитает жилая карликовая форма нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum, 1792 — кокаии, весь жизненный цикл которой проходит в пресных водах озера (Куренков, 1977, 1979). Эти рыбы имеют сложную популяционную структуру и представлены двумя формами — бентофагами и планктофагами, различающимися числом тычинок на первой жаберной дуге, сроками и местами нереста, строением некоторых костей черепа, объектами питания и зараженностью паразитами-индикаторами (Куренков, 1977, 1979; Маркевич, Салтыкова, 2012). В паразитологическом отношении нерка оз. Кроноцкое практически не изучена. Имеются лишь данные о зараженности ее цестодами рода *Diphyllobothrium* Cobbold, 1858 и *Eubothrium salvelini* (Schrank, 1790) (Куренков, 1977), паразитическими ракообразными рода *Salmincola* Wilson, 1915 (Шедько и др., 2004; Шедько, 2005) и скребнями *Neoechinorhynchus salmonis* Ching, 1984 (Атрашкевич и др., 2005; Михайлова, 2015).

Цель работы — провести эколого-фаунистический анализ паразитофауны двух форм кокани оз. Кроноцкое и выявить их экологические особенности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Оз. Кроноцкое является самым крупным пресноводным водоемом п-ова Камчатка, оно расположено на его восточном побережье, на территории Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника. Абсолютная отметка уреза озера составляет 372 м (Агарков и др., 1975). Площадь водосбора озера — 2300 км^2, длина — 29 км, ширина — 18 км, объем озера — 12.4 км^3, площадь зеркала — 246 км^2, максимальная глубина — 136 м, средняя — 58 м (Аракельянц, Ткаченко, 2012). В озеро впадает множество ручьев и рек, наиболее крупными из которых являются реки Унана, Лиственничная и Узон. Ихтиофауна озера представлена 2 формами жилой нерки-кокани *O. nerka* и комплексом форм гольцов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson, 1836 (Викторовский, 1978; Бугаев, Кириченко, 2008; Маркевич и др., 2014).

Сбор материала проводили в июне—августе 2014 г. Отлов рыб осуществляли жаберными сетями (шаг ячеи 20, 25, 30, 35 и 45 мм). Бентофагов (30 экз.) отлавливали в заливах Кродакыг и Ла-Манш, планктофагов (30 экз.) — в заливе Унана. На принадлежность рыб к планктофагам или бентофагам их дополнительно дифференцировали по числу тычинок на первой жаберной дуге, считая пороговым значение 39 (бентофаги < 39, планктофаги ≥ 39). Рыб фиксировали 4 %-ным раствором формальдегида и обследовали в лабораторных условиях после предварительного отмачивания в воде в течение нескольких дней со сменой воды. У каждой рыбы измеряли следующие показатели: длину тела по Смитту (L, мм), массу тела (W, г), пол и стадию зрелости гонад в баллах от 1 до 6, число тычинок на первой жаберной дуге (sp. br.).

На зараженность паразитами рыб обследовали методом полного паразитологического вскрытия по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985). В процессе обследования не подсчитывали число миксоспоридий. Гельминтов рода *Diphyllobothrium* не определяли до вида и считали вместе, как *Diphyllobothrium* spp. Видовую принадлежность паразитов устанавливали по «Определителю паразитов пресноводных рыб СССР» (1984, 1985, 1987). В качестве показателей зараженности использовали экстенсивность инвазии (ЭИ) — долю зараженных рыб в исследуемой выборке, %; d — доверительный интервал встречаемости; и индекс обилия паразитов (ИО) — среднее число паразитов, приходящееся на одну исследованную рыбу в выборке. Для оценки статистической достоверности различий в зараженности паразитами двух форм нерки применяли U-тест Манна—Уитни ($U_{\text{эмп}}$) (Гублер, Генкин, 1973), в качестве показателей для сравнения использовали значения интенсивности инвазии каждого экземпляра рыб определенным видом паразитов. Математическую обработку данных проводили с помощью программ Excel и Statistica 13.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Средняя длина бентофагов составляла 253 мм (205—313), средняя масса — 185 г (83—350), соотношение полов (f:m) 1 : 1.5. Средняя длина планктофагов составляла 233 мм (215—250), средняя масса — 125 г (63—236), соотношение полов 1 : 2.6. Рыбы обоих полов находились на 2—5 стадиях зрелости гонад.

У кокани оз. Кроноцкое обнаружено 20 видов паразитов, относящихся к 7 классам: Myxosporea, Monogenea, Trematoda, Cestoda, Nematoda, Acantocephala и Crustacea (см. таблицу). Все виды паразитов являются пресноводными, широко распространены на Камчатке (Коновалов, 1971; Пугачев, 1984а; Горовая, 2008; Буторина и др., 2011; Бусарова, Есин, 2015) и встречаются у рыб бассейна оз. Кроноцкое (Атрашкевич и др., 2005; Буторина и др., 2008; Бусарова и др., 2015). Морские виды нами не обнаружены.

Миксоспоридии представлены у кокани оз. Кроноцкое 4 видами: *Myxobolus arcticus* Pugatschov et Khokhlov, 1979 и *Myxobolus neurobius* Schuberg et Schroder, 1905, споры которых локализовались в продолговатом мозге, *Chloromyxum wardii* Kudo, 1919 и *Zschokkella orientalis* Konovalov et Schulman, 1966 — паразиты желчного пузыря. *Myxobolus arcticus* является одним из наиболее характерных паразитов кокани, который заражает 100 % исследованных рыб с большим числом спор (до 50 в поле зрения). *Myxobolus neurobius* встречается у кокани значительно реже. Споры *C. wardi* и *Z. orientalis* были встречены единично у кокани-планктофагов. Жизненный цикл миксоспоридий проходит при облигатном участии кольчатых червей (Kent et al., 1993; Urawa et al., 1995; Uspenskaya, 1995).

Моногенеи *Salmonchus alaskensis* (Price, 1937) единично локализовались на жаберных лепестках кокани-планктофагов. *Salmonchus alaskensis* — паразит преимущественно гольцов рода *Salvelinus* (Пугачев, 2002). У лососевых рыб Камчатки отмечен только один вид из рода *Salmonchus* — *S. alaskensis* (Коновалов, 1971; Пугачев, 2002; Буторина и др., 2011).

Трематоды представлены в нашем материале следующими видами: *Crepidostomum farionis* (Muller, 1874), *Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900), *Phyllodistomum umblae* (Fabricius, 1780), *Ichthyocotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809) и неопределенными до вида метацеркариями рода *Diplostomum* Nordmann, 1832. Дефинитивные хозяева *C. farionis, C. metoecus* и *P. umblae* — преимущественно лососевые рыбы (Пугачев, 2003). *Crepidostomum farionis* заражает бентофагов в 3 раза чаще, чем планктофагов (см. таблицу). Первые промежуточные хозяева *C. farionis* — двустворчатые моллюски рода *Pisidium* (Awachie, 1968) (на Камчатке — представители семейств *Sphaeriidae* и *Euglesiidae* (Прозорова, Шедько, 2003), вторые промежуточные хозяева — личинки поденок (Brown, 1927; Crawford, 1943). В качестве вторых промежуточных хозяев *C. farionis* некоторые авторы (Dawes, 1947; Awachie, 1968) указывают гаммарид, однако в оз. Кро-

Паразиты кокани *Oncorhynchus nerka* Walb. оз. Кроноцкое (Камчатка)

Parasites of the landlocked sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* Walb. of the Lake Kronotskoe (Kamchatka)

Вид паразита	Бентосоядная форма кокани 30 экз.			Планктоноядная форма кокани 30 экз.			$U_{эмп.}$
	ЭИ	d	ИО	ЭИ	d	ИО	
Chloromyxum wardi[1]	0	0—9.5		3.3	0—12.8		435
Myxobolus arcticus	100.0	90.5—100		100.0	90.5—100		450
M. neurobius[1]	6.7	0.6—18.4		16.7	5.6—32.2		405
Zschokkella orientalis	0	0—9.5		3.3	0—12.8		435
Salmonchus sp.	0	0—9.5	0	13.3	3.6—27.9	0.1	390
Crepidostomum farionis	96.7	87.2—100	23.9	30.0	15.0—47.7	2.5	86*
C. metoecus	93.3	81.6—99.4	146.5	23.3	10.0—40.2	0.8	44.0*
Diplostomum sp. 1[1] (внутренняя среда глаза)	86.7	72.1—96.4	11.3	30.0	15.0—47.7	0.4	183.5*
Diplostomum sp. 2[1] (хрусталик глаза)	6.7	0.6—18.4	0.2	0	0—9.5	0	420
Ichthyocotylurus erraticus[1]	10.0	1.9—23.3	0.1	0	0—9.5	0	405.0
Phyllodistomum umblae	3.3	0—12.8	0.5	13.3	3.6—27.9	0.3	407.0
Eubothrium salvelini	33.3	17.6—51.3	1.7	76.7	59.8—90.0	19.0	168.5*
Diphyllobothrium spp.	70.0	52.3—85.0	5.7	96.7	87.2—100	14.6	171.5*
Proteocephalus longicollis	53.3	35.3—70.9	2.1	90.0	76.7—98.1	60.5	111.0*
Cyathocephalus truncatus	46.7	29.1—64.7	1.0	0	0—9.5	0	240.0*
Cystidicola farionis	60.0	41.8—76.8	5.0	6.7	0.6—18.4	0.1	195.5*
Philonema oncorhynchi	36.7	20.3—54.8	1.1	83.3	67.8—94.4	4.0	184.0*
Neoechinorhynchus salmonis	80.0	63.7—92.3	18.0	100	90.5—100	306.0	8.0*
Salmincola edwardsii	86.7	72.1—96.4	4.2	83.3	67.8—94.4	3.1	373.0

Примечание. ЭИ — экстенсивность инвазии (встречаемость паразита), %; d — доверительный интервал встречаемости для уровня значимости $p = 0.05$ (Ройтман, Лобанов, 1985); ИО — индекс обилия. Доля генеральной совокупности, на которую распространяются лимиты частных интенсивностей, для $p = 0.05$ составляет 0.85—0.90 (Ройтман, Лобанов, 1985). $U_{эмп.}$ — критерий Манна—Уитни. Звездочкой (*) отмечены виды, для которых $U_{эмп.}$ находится на уровне $p < 0.01$. Для миксоспоридий ИИ ср., ИИ lim, ИО и $U_{эмп.}$ не рассчитывали. Единицей (1) отмечены виды, впервые указанные для фауны оз. Кроноцкое.

ноцкое у гаммарусов отмечен только *C. metoecus*, а *C. farionis* не обнаружен (Соколов, Гордеев, 2014; наши данные). *Crepidostomum metoecus* более характерен для бентосоядной, чем для планктоноядной кокани. Первые промежуточные хозяева *C. metoecus* — брюхоногие моллюски рода *Lymnaea* (Awachie, 1968), вторые — гаммарусы (Awachie, 1968; Орловская, 2010; Соколов, Гордеев, 2014). Паразит мочеточников *P. umblae* — редко встречающийся у кокани вид. Его промежуточные хозяева — двустворчатые моллюски *Sphaeriidae* и *Euglesiidae* (Буторина, Синебокова, 1987; Орловская, Атрашкевич, 1989; Прозорова, Шедько, 2003). По мнению М. Б. Шедько (Прозорова, Шедько, 2003), на Камчатке рыбы приобретают этого гельминта исключительно при питании шаровками. Известны также способы заражения рыб церкариями *P. umblae* непосредственно из воды (Синицин, 1905, Пигулевский, 1953 по: Пронин и др., 1991; Трофименко, 1969) и при питании личинками хирономид (Орловская, Атрашкевич, 1989).

Для фауны оз. Кроноцкое мы впервые отмечаем трематод отряда *Strigeida* La Rue, 1926. В хрусталиках и внутренней среде глаз кокани обеих форм локализовались метацеркарии рода *Diplostomum*. Их видовая принадлежность нами не установлена. У гольцов Камчатки в хрусталиках глаз могут паразитировать 6 видов диплостомид — *D. commutatum* (Diesing, 1850) Dubois, 1937, *D. chromatophorum* (Brown, 1931) Shigin, 1986, *D. mergi* Dubois, 1932, *D. spathaceum* (Rudolphi, 1819) Braun, 1893, *D. helveticum* (Dubois, 1929) Shigin, 1977 и *D. rutili* Razmashkin, 1969 (Шедько, 2001). У рыб Камчатки во внутренней среде глаз встречается 2 вида диплостомид: *D. gasterostei* Williams, 1966 имеет широкий круг хозяев, *D. pungitii* (Shigin, 1965) Shigin, 1996 — паразит колюшек (Шедько, 2001). На Камчатке первые промежуточные хозяева диплостомид — моллюски рода *Lymnaea* (Шедько, 2001; Прозорова, Шедько, 2003), окончательные хозяева — чайковые птицы (Судариков, 1971). На поверхности сердца бентосоядной кокани найдены инцистированные метацеркарии *I. erraticus*. Их развитие связано с моллюсками-затворками родов *Valvata* (Орловская, Атрашкевич, 1989) и *Cincinna* (Буторина, Синебокова, 1987; Шедько, 2001; Прозорова, Шедько, 2003). Стрегииды используют рыб в качестве дополнительных хозяев (Судариков и др., 2002); их церкарии активно проникают в рыб через кожу, выходя из моллюсков, и разносятся кровотоком к месту локализации: диплостомиды — в глаза (Размашкин, 1990), *I. erraticus* — к сердцу (Шигин, 1986; Olson, 1970).

Цестоды представлены у кокани оз. Кроноцкое 5 видами: *Cyathocephalus truncatus* (Pallas, 1781), *Eubothrium salvelini*, *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800), *Diphyllobothrium ditremum* (Creplin, 1825) и *D. dendriticum* (Nitzsch, 1824). Дефинитивные хозяева *C. truncatus* — преимущественно лососевые рыбы (Пронина, Пронин, 1988; Пугачев, 2003), промежуточные хозяева — различные виды гаммарид (Vik, 1954, 1958; Awachie, 1966; Amin, 1978, 1991; Knudsen et al., 2004). В озерах Камчатки массовым видом является *Gammarus lacustris* (Куренков, 2005). В оз. Кроноцкое у бокоплавов отмечены личинки *C. truncatus* (Атрашкевич и др., 2005; Соколов, Гордеев, 2014; наши данные). *Cyathocephalus truncatus* отмечен нами только у бентосоядной кокани. *Eubothrium salvelini* — паразит лососевых рыб (Пугачев, 2002), промежуточными хозяевами которого являются циклопы (Vik, 1963; Boyce, 1974). В оз. Кроноцкое распространен *Cyclops scutifer* Sars, 1863 (Куренков, 2005; Абызова и др., 2012). *Eubothrium salvelini* и *P. longicollis* более характерны для планктоноядной, чем для бентосоядной кокани (см. таблицу). Дефинитивные хозяева *P. longicollis* — различные виды рыб (Аникиева и др., 1983), которые заражаются при питании веслоногими ракообразными (Primer, 1980; Аникиева и др., 1983; Scholz, 1999). В оз. Кроноцкое встречается 2 вида цестод рода *Diphyllobothrium* — *D. ditremum* и *D. dendriticum* (Буторина и др., 2008), которые имеют голарктическое распространение (Делямуре и др., 1985). Дифиллоботрииды сильнее заражают планктофагов, но и бентофаги-кокани не свободны от этих гельминтов (см. таблицу). В жизненном цикле дифиллоботриид рыбы участвуют в качестве вторых промежуточных и резервуарных хозяев (Сердюков, 1979), их первые промежуточные хозяева — веслоногие ракообразные, дефинитивные хозяева *D. dendriticum* — преимущественно чайковые птицы, а также млекопитающие и человек, а *D. ditremum* — различные рыбоядные птицы (крачковые, гагаровые, утиные и др.) (Делямуре и др., 1985; Пронин и др., 1991).

Нематоды представлены у кокани оз. Кроноцкое 2 видами — *Philonema oncorhynchi* Kuitunen-Ekbaum, 1933 и *Cystidicola farionis* Fisher, 1798, для которых лососевые рыбы являются дефинитивными хозяевами (Пугачев, 1984б). Жизненный цикл *P. oncorhynchi* сопряжен с жизненным циклом лососевых рыб, промежуточные хозяева — циклопы (Platzer, Adams, 1967; Ko, Adams, 1969). *Philonema oncorhynchi* встречалась у рыб как в желудках на стадии личинки, так и в полости тела — половозрелые и/или мертвые. *Cystidicola farionis* рыбы заражаются при потреблении гаммарид — их первых промежуточных хозяев (Awachie, 1973; Black, Lankester, 1980). Как правило, *C. farionis* встречалась у рыб обеих форм на стадии личинки в плавательном пузыре и в желудке.

Скребень *Neoechinorhynchus salmonis* наиболее характерен для лососеобразных рыб (Ching, 1984; Arai, 1989; Михайлова и др., 2004). Скребнем значительно заражены кокани обеих форм. Единственный промежуточный хозяин *N. salmonis* — плавающая остракода — *Cypria kolymensis* Akatova, 1975 (Михайлова, 2015).

Паразитические копеподы *Salmincola edwardsii* Olsson, 1869 локализовались в жаберной полости у рыб обоих форм. *S. edwardsii* является одним из немногих специфических паразитов гольцов рода *Salvelinus*, но в оз. Кроноцкое заражает преимущественно нерку (Шедько и др., 2004).

У кокани мы не обнаружили нескольких видов паразитов, характерных для фауны оз. Кроноцкое и являющихся фоновыми для гольцов (Буторина и др., 2008). Это нематоды *Salmonema ephemeridarum* (Linstow, 1872) и *Cucullanus truttae* (Fabricius, 1794), копепода *Salmincola carpionis* Kroyer, 1837 и пиявка *Paracanthobdella livanowi* (Epshtein, 1966).

Из 20 видов паразитов, отмеченных для кокани оз. Кроноцкое, общими для 2 форм оказались 14 видов (70 %), статистически достоверными на уровне $p < 0.01$ были различия в зараженности 9 видами. Бентофаги и планктофаги кокани наиболее значимо различались по интенсивности инвазии скребнем *N. salmonis* (индикатор планктонного типа питания) ($U_{\text{эмп.}} = 8.0$) и трематодами *C. metoecus* (индикатор питания бентосом) ($U_{\text{эмп.}} = 44.0$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Паразитологические данные показывают четкую дифференциацию кокани по типу питания на планктофагов и бентофагов, их трофические ниши практически не перекрываются.

Основу питания многотычинковой кокани составляют различные виды планктона. При потреблении остракод 100 % этих рыб инвазируется скребнем *N. salmonis* (ПО = 306.0). Питаясь циклопами, рыбы приобретают *P. longicollis* (ИО = 60.5), *E. salvelini* (ИО = 19.0), *Diphyllobothrium* spp. (ИО = 15.1) и *P. oncorhynchi* (ИО = 4.3). Все виды кишечных гельминтов были представлены как молодыми, так и зрелыми особями, что говорит о систематическом питании планктоном в течение нескольких лет, так как *P. longicollis* живет в рыбе менее одного года (Аникиева и др., 1983), *E. salvelini* — в течение двух лет (Smith, 1973), плероцеркоиды дифиллоботриид — в течение нескольких лет (Делямуре и др., 1985; Пронин и др., 1991), *P. oncorhynchi* может жить в рыбе в течение нескольких лет до ее нереста (Platzer, Adams, 1967). Отсутствие *Diplostomum* sp. 2, *I. erraticus* и *C. truncatus*, а также крайне низкая инвазия *C. metoecus* (ПО = 0.8), *Diplostomum* sp. 1 (ИО = 0.4), *P. umblae* (ИО = 0.3) и *Cystidicola farionis* (ИО = 0.1) связаны с тем, что бентосные организмы — промежуточные хозяева этих паразитов — практически не входят в рацион планктофагов-кокани.

Основу питания малотычинковой кокани составляют организмы бентоса — прежде всего куколки и личинки хирономид, реже других амфибиотических насекомых. В пользу этого свидетельствует и значительная инвазия этих рыб трематодами *C. farionis* (ИО = 23.9), попадающими в рыб через личинок поденок при питании. С поеданием гаммарусов связано сильное заражение рыб *C. metoecus* (ИО = 146.5). По-видимому, кокани-бентофаги потребляют гаммарусов не постоянно в течение жизни, а преимущественно в преднерестовый период. На это указывает тот факт, что *C. metoecus* был представлен преимущественно молодыми особями, которых рыбы приобрели в течение текущего лета (Dawes, 1947; Awachie, 1968). При этом *Cystidicola farionis* (ИО = 5.0) была представлена мелкими неполовозрелыми особями и личинками. В рыбах *C. farionis* живет не менее двух лет (Awachie, 1973; Black, Lankester, 1980; Буторина, 1985), и отсутствие у рыб крупных зрелых нематод может указывать на отсутствие в их питании в течение этого периода гаммарид. Также эти рыбы очень слабо заражены *C. truncatus* (ИО = 1.0), который живет в рыбах от 20 до 55 дней и передается гаммаридами (Vik, 1958).

С другой стороны, кокани-бентофаги заражены гельминтами, передающимися через планктон, — *N. salmonis*, *E. salvelini, Diphyllobothrium* spp., *P. longicollis* и *P. oncorhynchi.* На их долю приходится 11 % от суммарного числа особей гельминтов этих видов. Эти находки говорят о незначительном, но систематическом питании нерки как веслоногими, так и ракушковыми рачками, так как *P. longicollis* и *N. salmonis* паразитируют у рыб не более года (Аникиева и др., 1983; Михайлова, 2015), а *E. salvelini, Diphyllobothrium* spp. и *P. oncorhynchi* — в течение нескольких лет (Platzer, Adams, 1967; Smith, 1973; Делямуре и др., 1985).

В наших сборах 70 % кокани-бентофагов с числом тычинок не более 39 были заражены дифиллоботриидами (ИИ$_{\text{ср.}}$ = 8.1; ИИ$_{\max}$ = 42). Находки у рыб плероцеркоидов *Diphyllobothrium* spp. ранее рассматривали в качестве надежного индикатора планктонного типа питания для дифференциации разных групп кокани (Куренков, 1977, 1979). Наши данные показывают, что для дифференциации кокани на планктофагов и бентофагов их зараженность дифиллоботриидами как самостоятельный дифференцирующий признак использовать нельзя. Можно применять его только как дополнительный в комплексе с другими признаками (сроки нереста, морфометрические характеристики, количество тычинок, состав пищевого комка, зараженность паразитами).

Кокани обеих форм имеет некоторые общие характеристики. Как планктофаги, так и бентофаги в озерный нагульный период практически не питаются моллюсками и не контактируют с ними, о чем свидетельствуют низкие показатели их зараженности диплостомидами ($ИО_{пл.} = 0.2$; $ИО_{бн.} = 11.3$), *P. umblae* ($ИО_{пл.} = 0.3$; $ИО_{бн.} = 0.5$) и *I. erraticus* ($ИО_{пл.} = 0.0$; $ИО_{бн.} = 0.1$). Возможно, это связано с тем, что кокани в озере обитает на глубинах более 20 м (Куренков, 1979). При этом моллюски *Sphaeriidae*, *Euglesiidae, Lymnaea* и *Valvata* — первые промежуточные хозяева этих трематод, распространены в озерах преимущественно до глубин 2.5 м (Беспалая, Болотов, 2006). В преднерестовый период нерка поднимается в поверхностные горизонты и подходит к берегам, где и заражается стрегиидами и *P. umblae*. При этом гольцы оз. Кроноцкое имеют более высокую инвазию *Diplostomum* spp., индекс обилия варьирует от 6.1 у большеротого гольца (ЭИ = 79 %) до 67.0 у малоротого и носатого гольцов (ЭИ = 100 %). *I. erraticus* — редко встречающийся вид в фауне озера, он слабо заражает не только кокани, но и гольцов (Маркевич и др., 2014; наши данные).

Также в озерный период кокани почти не потребляет гаммарусов, на что указывает ее очень низкая зараженность *Cystidicola farionis* ($ИО_{пл.} = 0.1$; $ИО_{бн.} = 5.0$) и *C. truncatus* ($ИО_{пл.} = 0.0$; $ИО_{бн.} = 1.0$), которые являются маркерами питания рыб бокоплавами в течение последних двух лет жизни (Knudsen et al., 2004). На наш взгляд, потребление неркой бокоплавов и моллюсков увеличивается в преднерестовый период, когда рыбы подходят к берегам, готовясь к нересту, при этом они становятся менее разборчивыми в выборе пищи (Куренков, 1979).

Отсутствием контакта кокани с кольчатыми червями можно объяснить и низкое видовое разнообразие миксоспоридий. Отсутствие у нерки *S. ephemeridarum* и *C. truttae* — показатель ее исключительно озерного образа жизни, так как заражение рыб этими гельминтами связывают с их пребыванием в водотоках (Moravec, 1971, 1979; Буторина, 1988).

Кокани обеих форм характеризуется значительным заражением гельминтами, способными к постциклическому паразитизму, которые передаются по цепям питания от планктофагов к хищным рыбам: *E. salvelini*, *P. longicollis*, *Diphyllobothrium* spp., *P. oncorhynchi* и *N. salmonis* (Willemse, 1969; Аникиева и др., 1983; Делямуре и др., 1985; Пронина, Пронин, 1988; Moravec, 2001; Пугачев, 2002; Атрашкевич и др., 2005; Буторина и др., 2008; Михайлова, 2015). Однако мы, как и другие исследователи (Куренков, 1979; Маркевич, Салтыкова, 2012), не отмечаем в питании кокани рыбной пищи. Высокая численность этих видов гельминтов у нерки оз. Кроноцкое обусловлена не аккумуляцией их, как у хищных белого и длинноголового гольцов (Буторина и др., 2008), а связана с питанием непосредственно планктоном.

Основу пищевого комка бентофагов составляли преимущественно куколки, а также личинки и имаго амфибиотических насекомых, прежде всего хирономид, в незначительном количестве встречались планктонные виды, моллюски, бокоплавы, растительные остатки. Пищевой комок планктофагов был представлен преимущественно веслоногими рачками и остракодами, изредка встречались амфибиотические насекомые. Аналогичные данные о питании нерки двух форм были получены ранее С. И. Куренковым (1979).

Такие различия в питании плантофагов и бентофагов хорошо согласуются с представлением об экологической диверсификации рыб по основным ресурсным осям пелагиаль — бенталь, которая рассматривается в качестве основного процесса специализации, приводящего к видообразованию у рыб в озерах (Schluter, 1996; Robinson, Parsons, 2002; Hendry, 2009).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Е. А. Бочаровой (ВНИРО, Москва, Россия) за помощь в сборе материала.

Работа выполнена при частичной финансовой и материальной поддержке Кроноцкого государственного заповедника.

Список литературы

Абызова Г. А., Лавров А. И., Маркевич Г. Н. 2012. Видовой состав зоопланктона озера Кроноцкое летом 2010 г. В кн.: В. И. Мосолов (ред.). Труды Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 2: 182—194.

Агарков А. Ю., Дмитриева Л. Я., Догановский А. М. 1975. Некоторые черты гидрологии Кроноцкого озера на Камчатке. Изв. Всесоюз. географич. общ-ва. 107 (4): 352—357.

Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П. 1983. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука. 167 с.

Аракельянц А. Д., Ткаченко О. В. 2012. Гидрологические характеристики Кроноцкого озера в начале XXI века. Вестн. МГУ. Сер. 5. География. 6: 77—83.

Атрашкевич Г. И., Орловская О. М., Михайлова Е. И., Фролов С. В., Романов Н. С., Репин М. Ю. 2005. Гельминты лососевых рыб Кроноцкого озера (Камчатка). В кн.: В. Д. Гуляев (ред.). Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: Матер. II межрегион. науч. конф. (15—20 сентября 2005 г., г. Новосибирск). Новосибирск: Арт-Авеню. 8—10.

Беспалая Ю. В., Болотов И. Н. 2006. Локальные фауны моллюсков европейского севера россии: озера острова Большой Соловецкий. Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия: Естественные науки. 2: 36—46.

Бугаев В. Ф., Кириченко В. Е. 2008. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 280 с.

Бусарова О. Ю., Есин Е. В. 2015. Паразитофауна гольцов (*Salvelinus*, Salmonidae) озерно-речной системы кальдеры Узон (Камчатка). Вопросы ихтиологии. 55 (6): 1—4.

Бусарова О. Ю., Торлина А. А., Маркевич Г. Н. 2015. Паразиты молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792) реки Кроноцкая (Восточная Камчатка). Биология моря. 41 (5): 374—376.

Буторина Т. Е. 1985. Некоторые вопросы популяционной биологии гельминтов лососевых рыб озера Азабачьего (Камчатка). В кн.: С. М. Коновалов (ред.). Биологические исследования лососевых. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 169—184.

Буторина Т. Е. 1988. О роли миног в жизненном цикле нематод лососевых рыб на Камчатке. Биология моря. 4: 66—67.

Буторина Т. Е., Синебокова М. Б. 1987. К фауне личинок трематод из пресноводных моллюсков Камчатки. В кн.: Ю. Л. Мамаев (ред.). Гельминты и вызываемые ими заболевания. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 66—77.

Буторина Т. Е., Шедько М. Б., Горовая О. Ю. 2008. Особенности экологии гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) бассейна озера Кроноцкое (Камчатка) по паразитологическим данным. Вопросы ихтиологии. 48 (5): 652—667.

Буторина Т. Е., Бусарова О. Ю., Ермоленко А. В. 2011. Паразиты гольцов (Salmonidae: *Salvelinus*) Голарктики. Владивосток: Дальнаука. 281 с.

Быховская-Павловская И. Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 121 с.

Викторовский Р. М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука. 106 с.

Горовая О. Ю. 2008. Экологические особенности гольцов рода *Salvelinus* (*Salmoniformes*: Salmonidae) Камчатки: анализ фауны и сообществ паразитов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 23 с.

Гублер Е. В., Генкин А. А. 1973. Применение непараметрических критериев в медико-биологических исследованиях. Л.: Медицина. 142 с.

Делямуре С. Л., Скрябин А. С., Сердюков А. М. 1985. Основы цестодологии. Т. XI. Дифиллоботрииды — ленточные гельминты человека, млекопитающих и птиц. М.: Наука. 199 с.

Коновалов С. М. 1971. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhvnchus nerka* (Walbaum). Л.: Наука. 229 с.

Куренков С. И. 1977. Две репродуктивно изолированные группы жилой нерки *Onchorinchus nerka kennerlyi* (Suckley) Кроноцкого озера. Вопросы ихтиологии. 17 (4): 597—606.

Куренков С. И. 1979. Популяционная структура кокани Кроноцкого озера. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 25 с.

Куренков И. И. 2005. Зоопланктон озер Камчатки. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 178 с.

Маркевич Г. Н., Салтыкова Е. А. 2012. Пространственная дифференциация кокани в бассейне оз. Кроноцкого. В кн.: В. И. Мосолов (ред.). Труды Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 2: 175—182.

Маркевич Г. Н., Анисимова Л. А., Салтыкова Е. А., Бочарова Е. С., Бусарова О. Ю., Есин Е. В., Кнудсен Р. 2014. Разнообразие и особенности биологии эндемичных форм гольца *Salvelinus malma* из бассейна оз. Кроноцкое. В кн.: А. М. Токранов (ред.). Матер. XV Междунар. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (18—19 ноября 2014 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 325—330.

Михайлова Е. П., Атрашкевич Г. П., Казаков Б. Е. 2004. Проблемы изучения скребней рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) в России и первообнаружение *N. salmonis* Ching, 1984 в Палеарктике. В кн.: С. А. Беэр (ред.). Успехи общей паразитологии. М.: Наука. 211—220.

Михайлова Е. И. 2015. Скребни рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) северо-восточной Азии (таксономия, зоогеография, экология). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 22 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1984. Т. 1. Паразитические простейшие. Л.: Наука. 428 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1985. Т. 2. Паразитические многоклеточные (Первая часть). Л.: Наука. 452 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. Паразитические многоклеточные (Вторая часть). Л.: Наука. 583 с.

Орловская О. М. 2010. Новые сведения о жизненных циклах некоторых видов трематод прибрежных вод Северного Приохотья. Тр. Центра паразитологии Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. 46: 186—197.

Орловская О. М., Атрашкевич Г. И. 1989. К познанию жизненных циклов трематод Чукотки. Гельминтология сегодня: проблемы и перспективы: Тез. докл. науч. конф. (4—6 апреля 1989 г., г. Москва). М.: Наука. 40—41.

Прозорова Л. А., Шедько М. Б. 2003. Моллюски озера Азабачье (Камчатка) и их биоценотическое значение. В кн.: А. М. Токранов (ред.). Труды Камчатского филиала ТНГ ДВО РАН. 4: 120—151.

Пронин Н. М., Жалцанова Д.-С. Д., Пронина С. В., Некрасов А. В., Ринчино В. Л., Русинек О. Т., Санжиева С. Д., Дугаров Ж. Н., Белякова Ю. В., Кудряшов А. С. 1991. Динамика зараженности животных гельминтами. Улан-Удэ: Бурятский научный центр СО АН СССР. 3—12.

Пронина С. В., Пронин Н. М. 1988. Взаимоотношения в системах гельминты-рыбы (на тканевом, органном и организменном уровнях). М.: Наука. 176 с.

Пугачев О. Н. 1984а. Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Азии. Л.: Зоологический институт АН СССР. 156 с.

Пугачев О. Н. 1984б. Нематоды пресноводных рыб Северо-Востока Азии. В кн.: О. А. Скарлато (ред.). Эколого-географические исследования нематод. Л.: Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 126: 10—19.

Пугачев О. Н. 2002. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Книдарии, моногенеи, цестоды. Труды Зоологического института РАН. СПб. 297: 248 с.

Пугачев О. Н. 2003. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Трематоды. Труды Зоологического института РАН. СПб. 298: 224 с.

Размашкин Д. А. 1990. Типы проникновения в рыб метацеркарий трематод рода *Diplostomum*. В кн.: О. Н. Бауер (ред.). IX Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: тез. докл. (март 1991 г., г. Петрозаводск). Л.: ЗИН АН СССР. 110—111.

Ройтман В. А., Лобанов А. Л. 1985. Метод оценки численности гемипопуляций паразитов в популяции хозяина. В кн.: М. Д. Сонин (отв. ред.). Исследования по морфологии, таксономии и биологии гельминтов птиц. Тр. ГеЛАН. М.: Наука. 23: 102—123.

Сердюков А. М. 1979. Дифиллоботрииды Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 118 с.

Соколов С. Г., Гордеев И. И. 2014. Зараженность озерного бокоплава *Gammarus lacusris* Sars, 1863 (Amphipoda: Gammaridae) гельминтами в оз. Кроноцкое (Камчатка). Паразитология. 48 (4): 325—332.

Судариков В. Е. 1971. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. Подотряд Strigeata La Rue, 1926. В кн.: К. И. Скрябин (ред.). Трематоды животных и человека. М.: Наука. 24: 71—272.

Судариков В. Е., Шигин А. А., Курочкин Ю. В., Ломакин В. В., Стенько Р. П., Юрлова Н. И. 2002. Метацеркарии трематод — паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России. М.: Наука. 1: 297 с.

Трофименко В. Я. 1969. Гельминтофауна рыб пресных вод азиатской Субарктики. Автореф. .... канд. биол. наук. М. 20 с.

Шедько М. Б. 2001. Трематоды отряда *Strigeidida* в биоценозах бассейна оз. Азабачьего. В кн.: А. М. Токранов (ред.). Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. II науч. конф. (9—10 апреля 2001 г., г. Петропавловск-Камчатский). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 109—111.

Шедько М. Б., Фролов С. В., Романов Н. С. 2004. Новые данные о паразитофауне рыб озера Кроноцкое (Камчатка). Научные исследования в заповедниках Дальнего Востока: Матер. VI Дальневост. конф. по заповедному делу (15—17 октября 2003 г., г. Хабаровск). Ч. II. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН. 155—159.

Шедько М. Б. 2005. Фауна паразитических копепод рода *Salmincola* (*Lernaeopodidae*) рыб Камчатки. В кн. А. М. Токранов (ред.). Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. V науч. конф. (22—24 ноября 2004 г., г. Петропавловск-Камчатский). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 128—139.

Шигин А. А. 1986. Трематоды фауны ССР. Род *Diplostomum*. Метацеркарии. М.: Наука. 253 с.

Amin O. M. 1978. On the hosts of larval acanthocephalan and cestodes parasites in southwestern lake Michigan. Journal of Parasitology. 64 (5): 842—848.

Arai H. P. 1989. Acanthocephala. Guide to the parasites of fishes of Canada. Part III. Margolis, Leo and Z. Kabata (ed.). Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences. 107: 1—95.

Awachie J. B. E. 1966. Observation on *Cyathocephalus truncatus* Pallas, 1781 (Cestoda: Spathebothriidea) in its intermediate and definitive hosts in a trout stream. North Wales. Journal of Helminthology. 10(1/2): 1—10.

Awachie J. B. E. 1968. On the bionomics of *Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900) and *Crepidostomum farionis* (Müller, 1784) (Trematoda, Allocreadiidae). Parasitology. 58 (2): 307—325.

Awachie J. B. E. 1973. Ecological observations on *Metabronema truttae* Baylis, 1935, and *Cystidicola farionis* Fisher v. Waldheim, 1798 (Nematode, Spiruroidea) in their intermediate and definitive hosts, in Afon Terrig. Acta Parasitologica Polonica. 21: 661—670.

Black G. A., Lankester M. W. 1980. Migration and development of swim-bladder nematodes, *Cystidicola* spp. (Habronematoidea), in their definitive hosts. Canadian Journal of Zoollogy. 58 (11): 1997—2005.

Boyce N. P. J. 1974. Biology of *Eubothrium salvelini* (Cestoda: Pseudophyllidea), a parasite of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) of Babine Lake, British Columbia. Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 31 (11): 1735—1742.

Brown F. J. 1927. On *Crepidostomum farionis* O. F. Müll., a distome parasite of the trout and grayling. Parasitology. 19: 86—99.

Ching H. L. 1984. Description of *Neoechinorhynchus salmonis* sp. n. (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) from freshwater fishes of British Columbia. Journal of Parasitology. 70 (2): 286—291.

Crawford W. W. 1943. Colorado trematodes studies. I. A further contribution to the life history of *Crepidostomum farionis* (Muller). Journal of Parasitology. 29 (6): 379—384.

Dawes B. 1947. The trematodes of British fishes. Proceeding Royal Society. 131: 364 p.

Hendry A. P. 2009. Ecological speciation! Or the lack there of? Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences. 66: 1383—1398.

Kent M. L., Whiteker D. J., Margolis L. 1993. Transmission of *Myxobolus arcticus* Pugachev and Khokhlov, 1979, a myxosporean parasite of Pacific salmon, via a triactinomyxon from aquatic oligochaete *Stylodrillus heringianus* (Lumbriculidae). Canadian Journal of Zoology. 71: 1207—1211.

Knudsen R., Curtis M. A., Kristoffersen R. 2004. Aggregation of helminths: the role of feeding behavior of fish hosts. Journal of Parasitology. 90: 1—7.

Ko R. C., Adams J. R. 1969. The development of *Philonema oncorhynchi* (Nematoda: Philometridae) in *Cyclops bicuspidatus* in relation to temperature. Canadian Journal of Zoology. 47: 307—312.

Moravec F. 1971. Studies on the development of the nematode *Cystidicoloides tennuissima* (Zeder, 1800). Vestnik. C. S. Spolei. Zoology. 35 (1): 43—55.

Moravec F. 1979. Observations on the development of *Cucullanus* (*Ttuttaedacnitis*) *truttae* (Fabricius, 1974) (Nematoda: Cucullanidae). Folia parasitological. 26: 295—307.

Moravec F. 2001. Common sculpin Cottus gobio as a natural paratenic host of *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: Proteocephalidae), a parasite of salmonids, in Europe. Diseases Aquatic Organisms. 45: 155—158.

Olson R. E. 1970. The life cycle of *Cotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809) Szidat, 1928 (Trematoda: Strigeidae). Journal of Parasitology. 56 (1): 55—63.

Platzer E. G., Adams J. R. 1967. The life history of a dracunculoid *Philonema oncorhynchi* in *Oncorhynchus nerka*. Canadian Journal of Zoology. 45: 31—43.

Primer J. 1980. Zum Lebenzyklus von *Proteocephalus neglectus* (Cestoda) aus Regenbogenforellen *Salmo gairdneri*. Angewandte Parasitology. 21: 125—133.

Robinson B. W., Parsons K. J. 2002. Changing times, spaces, and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes. Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences. 59: 1819—1833.

Schluter D. 1996. Ecological speciation in postglacial fishes. Phil. Trans. Royal. Society. London. 351: 807—814.

Scholz T. 1999. Life cycles of species of *Proteocephalus*, parasites of fishes in the Palearctic Region: a review. Journal of Helminthology. 73 (1): 1—19.

Smith H. D. 1973. Observations on the cestode *Eubotrium salvelini* in juvemile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at Babine Lake, British Columbia. Journal Fish Research Board of Canada. 30: 947—964.

Urawa S., Yokoyama H., Kent M. L., Margolis L. 1995. Geographical variation in morphology and host susceptibility in actinosporeans *Myxobolus arcticus*. In: IVth Intern. Symposium of fish parasitology. Program and book of abstracts. Abstracts. Munich. 39.

Uspenskaya A. V. 1995. Oligochaeta experimental infection by *Zschokkella nova* Klokaceva, 1914 (Myxozoa), *Carassius carassius* gall bladder parasite and the comparison of DNA amount in alternate myxozoan development phases sporoplasms nuclei. In: IVth Intern. Symposium of fish parasitology. Program and book of abstracts. Abstracts. Munich. 38.

Vik R. 1954. Investigation on the Pseudophyllidea cestodes of fish, birds and mammals in the Anoya water system in Trondelag. 1. *Cyathocephalus truncatus* and *Schistocephalus solidus*. Nytt Magazin for Zoologi. 2: 5—51.

Vik R. 1958. Studies of the helminth fauna of Norway. II. Distribution and life cycle of *Cyathocephalus truncatus* (Pallas, 1781) (Cestoda). Nytt Magazin for Zoologi. 6: 97—110.

Vik R. 1963. Studies of the helminth fauna of Norway. IV. Occurrence and distribution of *Eubothrium crassum* (Bloch, 1779) and *E. salvelini* (Schrank, 1790) in Norway with notes of their life cycles. Nytt Magazin for Zoologi. 11: 47—73.

Willemse J. J. 1969. The Genus *Proteocephalus* in the Netherlands. Journal of Helminthology. 43: 207—222.

PARASITE FAUNA OF THE LANDLOCKED SOCKEYE SALMON (*ONCORHYNCHUS NERKA*) OF THE LAKE KRONOTSKOE (KAMCHATKA)

O. Yu. Busarova, T. E. Boutorina, G. N. Markevich, L. A. Anisimova

Key words: landlocked sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, parasite community, trophic groups, fish ecology, fish feeding, Lake Kronotskoe, Kamchatka.

SUMMARY

Parasites of the landlocked sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* Walbaum, 1792 of the Lake Kronotskoe are described for the first time. Twenty parasite species belonging to 7 classes were found, including Myxosporea, Monogenea, Trematoda, Cestoda, Nematoda, Acantocephala, and Crustacea. In comparison with benthivorous fishes (< 39 gill rakers), infected mostly by *Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900) (abundance 146.5) and *Crepidostomum farionis* (Muller, 1874) (abundance 23.9), planktivorous fishes with high number of gill rakers (> 39) were significantly stronger infected with the acanthocephalan *Neoechinorhynchus salmonis* Ching, 1984 (abundance index 306.0) and the tapeworm *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (abundance index 60.5). Planktivorous fishes feed mainly on ostracods and copepods, whereas benthivorous fishes consume amphibiotic insects, including their larvae and pupae. During prespawning period fish episodically consume gammarids and mollusks.